稻褐飞虱致害性遗传与性别的关联性研究

刘 芳[1,2], 傅 强[2], 赖凤香[2], 张志涛[2]

(1. 扬州大学农学院植物保护系, 江苏扬州 225009; 2. 中国水稻研究所,杭州 310006)

摘要: **以单雌蜜露排泄量和体重增量作为致害性指标,研究了稻褐飞虱 *Nilaparvata lugens* (Stål)的致害性遗传与性别的关联性。褐飞虱弱致害种群(TN1 种群)与强致害种群(Mudgo 种群或 ASD7 种群)(已分别用水稻品种 TN1、Mudgo 和 ASD7 强迫饲养 82 代)在抗虫品种水稻上的致害力差异明显,适宜作为遗传分析的亲本材料。当用蜜露排泄量作为致害性指标时,两种处理(TN1 种群与 Mudgo 种群,TN1 种群与 ASD7 种群)正、反杂交的 F_1 代雌成虫平均蜜露排泄量存在极显著差异,由此可以推断正交 F_1 代群体与反交 F_1 代群体致害性存在明显差别。用体重增量作为致害性指标进行实验,得到的结论与上述研究完全一致。以上的结果可推测稻褐飞虱致害性可能属于伴性遗传。**

关键词: **稻褐飞虱;水稻;蜜露排泄量;增重;致害性;遗传;性别**

中图分类号: Q968 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2005)06-0892-06

A linkage between inheritance of virulence and sex in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål)

LIU Fang[1,2], FU Qiang[2], LAI Feng-Xiang[2], ZHANG Zhi-Tao[2] (1. Department of Plant Protection, Agriculture College, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009, China; 2. China National Rice Research Institute, Hangzhou 310006, China)

Abstract: The linkage between inheritance of virulence and sex in the brown planthopper (BPH), *Nilaparvata lugens* (Stål) was studied based on two virulence indices, honeydew excretion and weight gain. Virulence in three host related populations of BPH, which had been reared on rice variety TN1, Mudgo and ASD7 for 82 generations respectively, were studied with honeydew excretion and weight gain of female adult tested in 48 h. Virulence of BPH from avirulent BPH population (TN1 population, most individuals are avirulent), were significantly weaker than that from virulent BPH populations (Mudgo or ASD7 populations, most individuals are virulent). So, crosses and backcrosses were conducted between avirulent and virulent population to study the genetic model of virulence of BPH. In honeydew excretion testing, the results showed that the mean honeydew excretion of famale adults was significantly different in reciprocal cross populations (F_1 populations), which indicated that there were obvious differences in the virulence of these populations. The same result was obtained with the index of weight gain. The above results suggest that the inheritance of virulence of the brown planthopper may be sex-linked.

Key words: *Nilaparvata lugens*; rice; honeydew excretion; weight gain; virulence; inheritance; sex

培育和推广抗虫作物品种是防治害虫的有效措施之一,但长期处于抗性作物品种的选择压力下害虫可能会改变其遗传性状而产生新的生物型,导致抗性品种失效。这已成为生产中的一个突出问题。近些年来,国内外的学者针对害虫生物型开展了一系列的研究,害虫生物型的遗传研究亦取得了重大进展,国内已经有褐飞虱致害性变异的遗传机制的综述(周亦红和韩召军,2003)。

目前大多数学者认为稻褐飞虱 *Nilaparvata lugens* (Stål)致害性是一种多基因控制的数量性状(Sogawa, 1980; Hollander and Pathak, 1981; Pathak and Heinrichs, 1982; Claridge and Hollander, 1983; Roderick, 1994; 姜人春等, 1998; Tanaka, 1999; 刘芳等, 2004)。然而,关于褐飞虱的致害性的遗传是否与性别相关存在分歧,部分学者的研究认为褐飞虱致害性的遗传不受性别的影响(姜人春等, 1998; Tanaka, 1999)。

基金项目:国家 973 计划资助项目(G2000016207)

作者简介:刘芳,女,1972 年生,江苏扬州人,博士,副教授,主要从事害虫的种型分化和化学生态学研究,E-mail:liufang@zu.edu.cn

收稿日期 Received:2004-06-07;接受日期 Accepted:2005-09-09

关秀杰等（2004）在对褐飞虱 TN1 种群、Mudgo 种群以及 ADS7 种群进行 RAPD 分析时发现，在筛选出有种群特异性的引物后，发现这些引物扩增出的许多条带具性别特异性，聚类时先是雌雄分成两组，然后是每种性别里的 3 个种群又清晰的归为 3 组，无一例外，据此认为褐飞虱致害性遗传可能与性染色体连锁。由此看来，褐飞虱致害性的遗传是否与性别相关，还待更多的研究加以阐明。

本实验以单雌蜜露排泄量和体重增量作为褐飞虱致害性的指标，测定了 3 个褐飞虱实验种群即 TN1 种群（弱致害种群）、Mudgo 种群（强致害种群）和 ASD7 种群（强致害种群）以及及强、弱致害性种群之间杂交后代在抗虫水稻品种上的蜜露排泄量和体重增量，探讨褐飞虱致害性的遗传与性别的关联性，以进一步明确褐飞虱致害性的遗传机理。

1　材料与方法

1.1　供试水稻品种

感虫品种选用 TN1，抗虫品种选用 Mudgo（*Bph*1）和 ASD7（*bph*2）。播种后待秧苗健壮后移至塑料盆钵中备用。

1.2　供试昆虫

试虫采自中国水稻研究所养虫室，分别用品种 TN1，Mudgo 和 ASD7 强迫饲养 82 代。文中以寄主水稻品种的第 1 个字母表示 3 个不同来源的种群，即 T 种群、M 种群和 A 种群。采集 3 个种群初羽化的成虫备用。

1.3　褐飞虱排泄的蜜露与体重增量测定

参照 Pathak 等（1982）设计的‘Parafilm sachet’法收集和定量测定在感虫或抗虫品种上取食的褐飞虱单雌蜜露排泄量，同时测定虫体增重。即选用 45～60 日秧龄相应品种的稻苗，将饥饿 2 h 后初羽化的褐飞虱雌成虫称重记为 G_1（始重），接入 Parafilm 小袋，每袋 1 头。48 h 后，取下 Parafilm 小袋称重记为 G_2，吸出试虫再称量 Parafilm 记为 G_3，虫体终重 $= G_2 - G_3$；然后用 0.5% 茚三酮溶液浸过的滤纸将蜜露吸干再称量 Parafilm，若茚三酮试纸变色则记为 G_4，蜜排泄量 $= G_3 - G_4$，虫体增重 = 终重 − 始重。

1.4　亲本雌成虫致害力的测定

随机采集 T 种群初羽化的雌成虫，按上述方法分别测定其在抗虫品种 Mudgo 和 ASD7 上的蜜露排泄量和体重增量；随机采集 M 种群初羽化的雌成虫，测定其在抗虫品种 Mudgo 上的蜜露排泄量和体重增量；随机采集 A 种群初羽化的雌成虫，测定其在抗虫品种 ASD7 上的蜜露排泄量和体重增量。

1.5　杂交 F_1 代雌成虫致害力的测定

分别采集 T 种群初羽化的雌（雄）成虫和 M 种群初羽化的雄（雌）成虫进行正、反杂交（即 T♀ × M♂ 和 T♂ × M♀），将配对（100 对）的亲本在 TN1 苗上产卵，孵化出的若虫为杂交 F_1 代，在 TN1 上饲养至成虫羽化待用。取羽化 24 h 内的雌成虫（F_1 代）按 1.3 方法在 Mudgo 上测定蜜露排泄量和体重增量。用同样的方法将初羽化的 T 种群和 A 种群的雌雄成虫进行正、反杂交（即 T♀ × A♂ 和 T♂ × A♀）直至 F_1 代若虫饲养至成虫羽化待用。取羽化 24 h 内的雌成虫（F_1 代）测定其在 ASD7 上取食时的蜜露排泄量和体重增量。

全部实验均在室内进行，室温保持在 28～30℃，自然光照。

1.6　数据统计分析

蜜露排泄量和体重增量的测定结果均以‘平均值 ± 标准误’表示。不同处理间的差异水平采用 Duncan 氏新复极差测验法，具体方法见莫惠栋（1992）。作图采用 Excel 软件。

2　结果与分析

2.1　褐飞虱亲本种群雌成虫致害力

2.1.1　蜜露排泄量分析：以褐飞虱雌成虫排泄的蜜露量幅度（如 $0 \leqslant x < 10$，$10 \leqslant x < 20$……）为横坐标，以相应蜜露排泄量幅度的褐飞虱雌成虫频率为纵坐标作图（图 1）。T 种群和 M 种群雌成虫在抗虫品种水稻 Mudgo 上的平均蜜露排泄量分别为 19.37 mg 和 47.08 mg，两者的差异极显著（$P < 0.01$）。T 种群雌成虫在抗虫品种水稻 ASD7 上的平均蜜露排泄量为 29.46 mg，与 A 种群雌成虫的平均蜜露排泄量 35.34 mg 相比，差异极显著（$P < 0.01$）（表 1）。

2.1.2　体重增量分析：以褐飞虱雌成虫体重增量幅度（如 $-0.5 \leqslant x < 0$，$0 \leqslant x < 0.5$……）为横坐标，以相应体重增量量幅度的褐飞虱雌成虫频率为纵坐标作图（图 2）。与蜜露排泄量的频次分布不同，体重增量的频次为正态分布或接近正态分布。褐飞虱 T 种群和 M 种群雌成虫在水稻品种 Mudgo 上的平均体重增量分别为 1.21 mg 和 1.53 mg，差异极显著（$P < 0.01$）。同样，T 种群与 A 种群雌成虫在水稻品种

ASD7 **上的平均增重差异极显著**（$P < 0.01$）（**表** 1）。

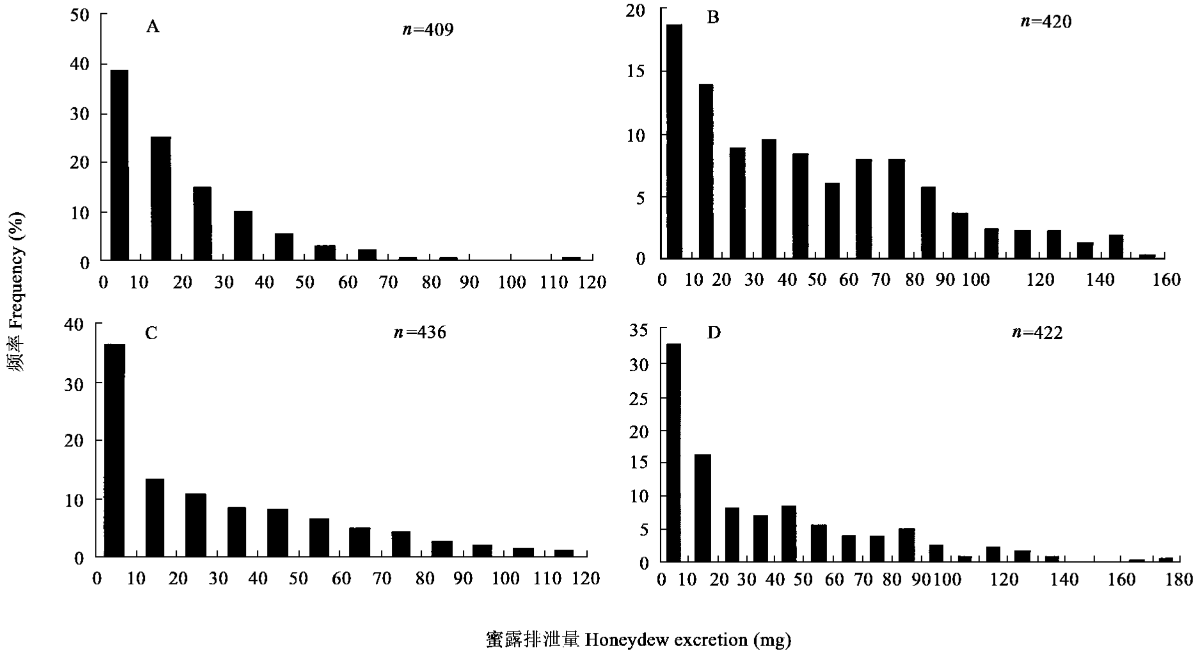

图 1　**褐飞虱不同亲本种群雌成虫在抗虫水稻品种上取食** 48 h **后蜜露排泄量的频次分布**

Fig. 1　Frequency distribution of honeydew excretion by female adults of parent brown planthopper (BPH) feeding on resistant rice varieties for 48 h

A，B：**分别代表取食** Mudgo **水稻的褐飞虱** T **种群和** M **种群** Representing TN1 population and Mudgo population of BPH feeding on Mudgo variety of rice，respectively；C，D：**分别代表取食** ASD7 **水稻的褐飞虱** T **种群和** A **种群** Representing TN1 population and ASD7 population of BPH feeding on ASD7 variety of rice，respectively. **图** 2 **同** The same for Fig. 2.

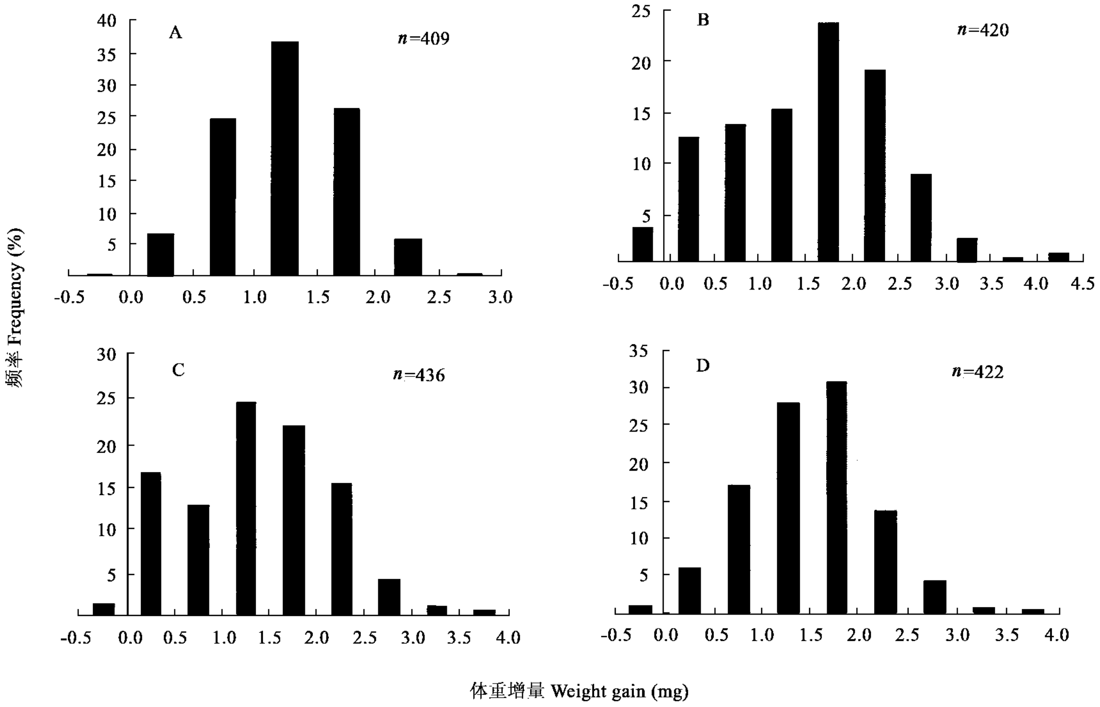

图 2　**褐飞虱不同亲本种群雌成虫取食抗虫水稻品种** 48 h **后体重增量的频次分布**

Fig. 2　Frequency distribution of weight gain of BPH female adults in parent population feeding on resistant rice varieties for 48 h

表 1　BPH 亲本种群雌成虫取食抗虫水稻品种时致害力比较

Table 1　Comparison of honeydew excretion and weight gain between female adults of BPH parent populations on resistant rice varieties

处理 Treatment	蜜露排泄量 Honeydew excretion (mg)	体重增量 Weight gain (mg)
T on Mudgo	19.37 ± 0.84 A	1.21 ± 0.02 A
M on Mudgo	47.08 ± 1.83 B	1.53 ± 0.04 B
T on ASD7	29.46 ± 1.34 C	1.35 ± 0.04 C
A on ASD7	35.34 ± 1.74 D	1.46 ± 0.03 D

表中数值是平均值 ± 标准误，同列数据后有不同字母表示差异极显著（$P < 0.01$）。The data in table are mean ± *SE*, and those followed by different letters in the same column indicate significant difference at $P < 0.01$. T，M 和 A 分别代表褐飞虱 TN1，Mudgo 和 ASD7 种群，它们在相应的抗性水稻品种 Mudgo 和 ASD7 寄主上饲养超过 80 代 T, M and A represent TN1, Mudgo and ASD7 population of BPH, respectively, and they had been reared on the insect-resistant rice variety Mudgo or ASD7 for more than 80 generations. 表 2 同 The same for Table 2.

褐飞虱 T 种群在抗虫品种 Mudgo 和 ASD7 上、M 种群在在抗虫品种 Mudgo 以及 A 种群在在抗虫品种 ASD7 上的致害力（蜜露排泄量和体重增量）测定结果表明，褐飞虱 T 种群的群体致害力明显小于 M 种群和 A 种群（表 1），可以将褐飞虱 T 种群作为弱致害力亲本、M 种群和 A 种群作为强致害力亲本进行杂交研究试验。

2.2　杂交 F_1 代雌成虫的致害力

2.2.1　蜜露排泄量分析：褐飞虱 T 种群与 M 种群正、反杂交（T♀ × M♂，M♀ × T♂）的 F_1 代雌成虫在 Mudgo 上、T 种群与 A 种群正、反杂交（T♀ × A♂，A♀ × T♂）的 F_1 代雌成虫在 ASD7 上的蜜露排泄量频次分布见图 3。T 种群与 M 种群正交、反交的平均蜜露排泄量分别为 39.56 mg 和 30.46 mg，差异极显著。褐飞虱 T 种群与 A 种群正交后代在 ASD7 上的平均蜜露排泄量为 23.33 mg，与反交的平均蜜露排泄量 34.85 mg 相比差异极显著（表 2）。

2.2.2　体重增量分析：图 4 为褐飞虱 T 种群与 M 种群正、反交（T♀ × M♂，M♀ × T♂）、T 种群与 A 种群正、反交（T♀ × A♂，A♀ × T♂）的 F_1 代雌成虫 48 h 内体重增量频次分布，褐飞虱雌成虫体重增量的频次分布为正态分布或接近正态分布。褐飞虱 T 种群与 M 种群正、反交（T♀ × M♂，M♀ × T♂）的 F_1 代雌成虫在 Mudgo 上的平均体重增量分别为 1.36 mg 和 1.23 mg，差异达极显著水平。T 种群与 A 种群正、反交（T♀ × A♂，A♀ × T♂）的 F_1 代雌成虫在 ASD7 上的平均体重增量存在显著差异（表 2）。

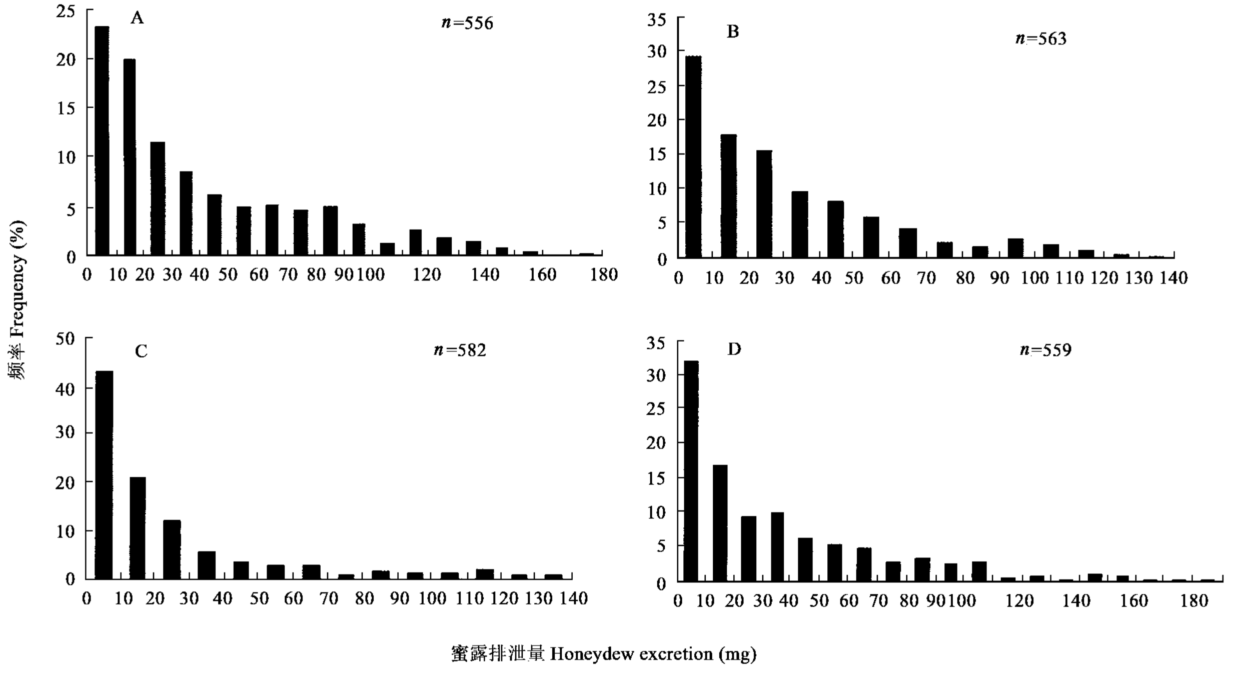

图 3　褐飞虱杂交 F_1 代雌成虫在抗虫品种上取食 48 h 后蜜露排泄量的频次分布

Fig. 3　Frequency distribution of honeydew excretion of F_1 female adults of BPH hybrids feeding on resistant rice varieties for 48 h

A，B：分别代表取食 Mudgo 水稻的褐飞虱 T♀ × M♂ 种群和 M♀ × T♂ 种群 Representing T♀ × M♂ population and M♀ × T♂ population of BPH feeding on Mudgo variety of rice, respectively. C，D：分别代表取食 ASD7 水稻的褐飞虱 T♀ × A♂ 种群和 A♀ × T♂ 种群 Representing T♀ × A♂ population and A♀ × T♂ population of BPH feeding on ASD7 variety, respectively. 图 4 同 The same for Fig. 4.

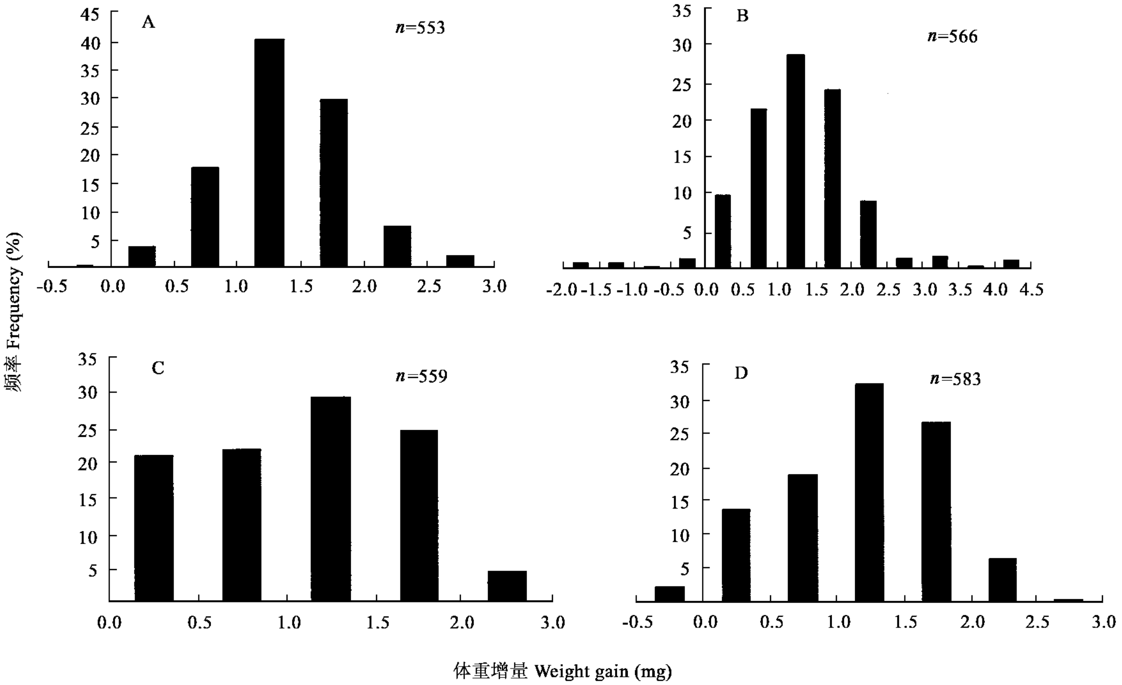

图 4 褐飞虱杂交 F_1 代雌成虫在抗虫品种上取食 48 h 后体重增量的频次分布图

Fig. 4 Frequency distribution of weight gain of F_1 female adults of BPH hybrids on resistant rice varieties for 48 h

表 **2** 正、反交 $\mathbf{F_1}$ 代雌成虫致害力分析

Table 2 Virulence of $\mathbf{F_1}$ female adults of BPH hybrids

处理 Treatment	蜜露排泄量 Honeydew excretion (mg)	体重增量 Weight gain (mg)
T♀ × M♂ on Mudgo	39.56 ± 1.55 A	1.36 ± 0.02 A
M♀ × T♂ on Mudgo	30.46 ± 1.20 B	1.23 ± 0.03 B
T♀ × A♂ on ASD7	23.33 ± 1.18 C	1.08 ± 0.03 C
A♀ × T♂ on ASD7	34.85 ± 1.52 D	1.18 ± 0.02 D

3 讨论

我们先前的研究发现，将不同致害力的褐飞虱种群接在抗性品种水稻上，才可能观察到较大的致害性差异(刘芳等，2004)，而两个不同致害力种群取食感虫品种时致害性差异不明显。因此，本文仅研究不同褐飞虱种群对抗性品种的致害力差异。本研究中选择了 3 个褐飞虱实验种群供试，其中 T 种群个体取食抗性品种 Mudgo 时的蜜露排泄量和体重增量均显著小于 M 种群的相应值，故将 T 种群(弱致害种群)和 M 种群(强致害种群)作为一对亲本种群，选择亲本种群个体进行正、反杂交，再测定比较正、反杂交 F_1 代个体在抗性品种 Mudgo 上的致害力；同样 T 种群对抗性品种 ASD7 上的致害力显著小于 A 种群在抗性品种 ASD7 上的相应值，将 T 种群(弱致害种群)和 A 种群(强致害种群)作为另一对亲本种群进行正、反杂交并分析杂交 F_1 代致害力表现。由于 M 种群是将褐飞虱田间种群在抗性水稻品种 Mudgo 上筛选 80 代以上获得的强致害性种群，遗传分析时我们仅研究 M 种群及其杂交后代对抗性品种 Mudgo 的致害力，而暂不研究它们对其他抗性品种(如 ASD7)的致害力；同样仅研究 A 种群及其杂交后代对抗性品种 ASD7 的致害力。

无论是以蜜露排泄量还是体重增量作为致害性指标，褐飞虱 T 种群与 M 种群正、反杂交的 F_1 代雌成虫致害力之间均存在极显著差异，正交 F_1 群体的致害力显著大于反交 F_1 群体的致害力；由此可以推断控制褐飞虱致害性遗传的多个数量基因不全分布在常染色体上，褐飞虱的性染色体上亦可能有 1 个乃至多个与致害性遗传相关的基因分布，褐飞虱致害性的遗传可能与性别相关联。当以 T 种群与 A 种群作为杂交亲本进行遗传分析时，正交、反交 F_1 群体的致害力存在明显差异，可以进一步地推断褐飞虱性染色体上可能存在与致害性相关的基因。在 T 种群与 M 种群杂交组合中，正交群体(T♀ × M♂)的致害力显著大于反交(M♀ × T♂)F_1 代；而 T 种群与 A 种群杂交组合中正、反杂交 F_1 代致害力表现趋势相反，正交群体 T♀ × A♂ 的致害力显著小于反交

群体 A♀ × T♂，其原因待进一步研究。

关秀杰等(2004)的研究表明褐飞虱的致害性遗传可能与性染色体密切相关，与本文的结果一致。姜人春等(1998)和 Tanaka(1999)的研究结论与本文的不同，他们认为褐飞虱致害性的遗传与性染色体无关，属常染色体遗传。分析其原因，可能是不同的研究中采用的试虫性质不同所致。姜人春等(1998)实验中采用的试虫是将田间褐飞虱种群在抗虫/感虫品种上筛选了 20 多代，Tanaka(1999)的研究虫源是田间种群在抗虫品种上筛选了 13 ~ 18 代，本文及关秀杰等(2004)的研究则是将褐飞虱田间种群在抗虫/感虫品种上筛选 80 代以上，随着筛选代数的增加，不同处理间(如 T 种群与 M 种群间)由微效多基因控制的数量性状表达的差异由于遗传累积容易被检测到。不过褐飞虱的致害性遗传是否与性别相关联，还有待更多的研究，如用多种不同的致害性指标进行遗传分析，针对正、反杂交 F_1 代雄成虫的致害力进行分析，寻找更多有效的分子标记比较同一致害性种群雌性群体与雄性群体间的遗传组成是否有差别等工作进一步地明确。

迄今为止，学者们对两种双翅目害虫(黑森瘿蚊 *Mayetiola destructor* 和稻瘿蚊 *Orseolia oryzae*)生物型的伴性遗传研究较为深入。不同致害能力的黑森瘿蚊生物型杂交试验研究发现，杂交 F_1 代个体中所有的雌性个体都属于非致害类群，而雄性个体致害性则决定于其亲本的致害性类型，认为黑森瘿蚊生物型的非致害基因属性染色体遗传(Formusoh *et al*.，1996)。Schulte 等(1999)的研究发现黑森瘿蚊的非致害基因 *vH*6、*vH*9 和 *vH*13(分别对应小麦植株中的抗性基因 *H*6、*H*9 和 *H*13)都与性染色体 X_1 连锁。用 AFLP 标记研究 *vH*13 的位点时发现 *vH*13 位于 X_2 染色体短臂的端粒附近，这一研究结果表明黑森瘿蚊的非致害基因 *vH*6、*vH*9 和 *vH*13 并非与 X_1 染色体连锁而很可能与 X_2 染色体连锁(Rider *et al*.，2002)。用 AFLP 标记研究稻瘿蚊生物型的遗传，发现非致害基因 *Gm*2 属于性连锁遗传(Behura *et al*.，2000)。这些学者的研究阐明了黑森瘿蚊和稻瘿蚊的生物型遗传与性别的关联性，能否借鉴以上研究方法对褐飞虱致害性的遗传与性别的关系作更深入的探讨值得一试。

参考文献(References)

Behura SK，Nair S，Sahu SC，Mohan M，2000. An AFLP marker that differentiates biotypes of the Asian rice gall midge (*Orseolia oryzae*，Wood-Mason) is sex-linked and also linked to avirulence. *Mol. Gen. Genet*.，263(2)：328 – 334.

Claridge MF，Hollander JD，1983. The biotype concept and its application to insect pests of agriculture. *Crop Prot*.，2：85 – 95.

Formusoh ES，Hatchett JH，Black WC，Stuart JJ，1996. Sex-linked inheritance of virulence against resistance gene *H*9 in the Hessian fly (Diptera：Cecidomyiidae). *Ann. Entomol. Soc. Am*.，89：428 – 434.

Guan XJ，Fu Q，Wang GR，Lai FX，Zhang ZT，2004. The DNA polymorphism of host-associated populations of *Nilaparvata lugens* (Stål) with different virulence. *Acta Entomol. Sin*.，47(2)：152 – 158.［关秀杰，傅强，王桂荣，赖凤香，张志涛，2004. 不同致害性褐飞虱种群的 DNA 多态性研究. 昆虫学报，47(2)：152 – 158］

Hollander JD，Pathak PK，1981. The genetics of the ‘biotype’ of the rice brown planthopper，*Nilaparvata lugens*. *Entomol. Exp. Appl*.，29：76 – 86.

Jiang RC，Lai FX，Wang GR，1998. Genetic analysis of virulence of laboratory population of the brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Homopetra：Delphacidae). *Journal of Southeast Agricultural University*，20(5)：438 – 441.［姜人春，赖凤香，王桂荣，1998. 稻褐飞虱实验种群致害性的遗传分析. 西南农业大学学报，20(5)：438 – 441］

Liu F，Fu Q，Lai FX，Zhang ZT，2004. Virulence variation in laboratory population of *Nilaparvata lugens*. *Chinese J. Rice Sci*.，18(6)：544 – 550.［刘芳，傅强，赖凤香，张志涛，2004. 稻褐飞虱实验种群致害性变异. 中国水稻科学，18(6)：544 – 550］

Mo HD，1992. Statistics for Agricultural Tests. Shanghai：Shanghai Scientific and Technical Publishers. 160 – 163.［莫惠栋，1992. 农业试验统计. 上海：上海科学技术出版社. 160 – 163］

Pathak PK，Heinrichs EA，1982. Selection of biotype population 2 and 3 of *Nilaparvata lugens* by exposure to resistant rice varieties. *Environ. Entomol*.，11：85 – 90.

Pathak YD，Saxena RC，Heinrichs EA，1982. Parafilm sachet for measuring honeydew excretion by *Nilaparvata lugens* on rice. *J. Econ. Entomol*.，73：194 – 195.

Rider SDJ，Sun W，Ratcliffe RH，Stuart JJ，2002. Chromosome landing near avirulence gene *vH*13 in the Hessian fly. *Genome*，45(5)：812 – 822.

Roderick GK，1994. Genetics of host plant adaptation in delphacid planthoppers. In：Denno RF，Perfect TJ eds. Planthoppers：Their Ecology and Management. Chapman & Hall，New York. 551 – 570.

Schulte SJ，Rider SDJ，Hatchett JH，Stuart JJ. 1999. Molecular genetic mapping of three X-linked avirulence genes，*vH*6，*vH*9 and *vH*13，in the Hessian fly. *Genome*，42(5)：821 – 828.

Sogawa K，1980. Biological and genetic nature of biotype populations of the brown planthopper *Nilaparvata lugens*. *Japan Agricultural Research Quarterly*，14：186 – 190.

Tanaka K，1999. Quantitative genetic analysis of biotype of the brown planthopper *Nilaparvata lugens*：heritability of virulence to resistant rice varieties. *Entomol. Exp. Appl*.，90：279 – 287.

Zhou YH，Han ZJ，2003. The brown planthopper biotypes：on the genetic mechanism of virulence. *Entomological Knowledge*，40(3)：199 – 203［周亦红，韩召军，2003. 褐飞虱生物型研究进展：致害性变异的遗传机制. 昆虫知识，40(3)：199 – 203］

(责任编辑：袁德成)